

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE
DES CONDITIONS DE MILIEU SUR LA RÉPARTITION
DE L'AZOTE DANS LE SOL

II. — ACIDES AMINÉS EXTRAITS PAR HYDROLYSE

J. DECAU

avec la collaboration technique de B. PUJOL

*Station d'Agronomie et d'Œnologie,
67, Boulevard Deltour, 31 - Toulouse
Institut national de la Recherche agronomique*

1967

Annales agronomiques

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, Paris-7^e



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'INFLUENCE DES CONDITIONS DE MILIEU SUR LA RÉPARTITION DE L'AZOTE DANS LE SOL

II. — ACIDES AMINÉS EXTRAITS PAR HYDROLYSE ⁽¹⁾

J. DECAU

avec la collaboration technique de B. PUJOL

*Station d'Agronomie et d'Œnologie,
67, Boulevard Deltour, 31 - Toulouse*

Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

La répartition des acides aminés extraits de divers sols par hydrolyse présente, à côté d'une uniformité d'ensemble, des écarts particuliers importants qui dépendent des conditions pédoclimatiques et culturelles des milieux étudiés.

Les différences notées proviennent de l'action variable de ces conditions sur le niveau humique, sur la nature des matières organiques et sur diverses phases de la dynamique des acides aminés du sol.

I. — INTRODUCTION

Dans un travail exposé précédemment (DECAU, 1968), nous avons étudié, à partir d'une série de sols, l'influence des conditions pédoclimatiques et culturelles sur la répartition des principales formes d'azote obtenues par hydrolyse et les mécanismes par lesquels ces conditions interviennent dans la distribution et la dynamique de ces fractions azotées.

Le travail que nous exposons ici prolonge et complète le précédent : après avoir analysé les fluctuations de l'azote aminé, ammoniacal et insoluble, nous avons consi-

(1) La présente étude résume la deuxième partie d'une Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles qui a été soutenue en 1967 à la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand où elle est enregistrée sous le numéro E. 74. La première partie de cette étude a paru dans le n° 6/1968 des Annales agronomiques

déré les variations particulières des principaux composants de l'azote aminé, les acides aminés.

Certes, diverses études analytiques relatives à ces composés ont déjà été réalisées, mais seul un très petit nombre d'entre elles (STEVENSON, 1956 ; CARLES, SOUBIÈS et GADET, 1958) a permis de juger, dans quelques cas particuliers, de l'influence des conditions de milieu sur la distribution des acides aminés.

Notre but a donc été, comme dans notre précédente étude, de tenter de relier, grâce à une plus vaste analyse, la répartition des acides aminés aux conditions dans lesquelles ces composés se forment et évoluent, afin d'apporter des éléments nouveaux contribuant à la connaissance du métabolisme des acides aminés dans le sol.

II. — TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES ET MILIEUX ÉTUDIÉS

A. — TECHNIQUES ANALYTIQUES

La première phase de nos analyses a été l'extraction par hydrolyse des acides aminés du sol.

L'étude ultérieure qualitative et quantitative des acides aminés a nécessité la déminéralisation préalable de l'extrait chlorhydrique puis l'estimation globale des acides aminés contenus, enfin l'emploi de techniques chromatographiques et électrophorétiques en vue de séparer, d'identifier et de doser ces composés.

1. Hydrolyse

Les milieux étudiés ont été soumis à l'hydrolyse chlorhydrique et les hydrolysats obtenus ont été filtrés dans les conditions décrites dans la précédente étude (DECAU, 1968). Une partie aliquote de l'hydrolysate (50 ml, correspondant à 2 g de sol) a été évaporée à faible température (40-50°C) puis reprise à l'eau et évaporée de nouveau ; ce traitement a été renouvelé deux fois afin de bien chasser l'acide chlorhydrique.

2. Déminéralisation

Afin d'éliminer les matières minérales dissoutes au cours de l'hydrolyse, matières qui gêneraient lors de la séparation et du dosage des acides aminés, l'extrait sec est mis en suspension dans l'eau et placé au contact de 25 g de résine Dowex 50 $\times$ 4, forme H ; la résine est ensuite lavée à l'eau puis éluée avec 200 ml d'ammoniaque 2 N.

L'éluat ammoniacal renferme les acides aminés mais aussi de l'aluminium qui, étant donné le caractère amphotère de cet ion, n'a pu être éliminé par ce traitement.

Après avoir noté que la présence d'aluminium gêne dans la séparation et dans le dosage des acides aminés, nous avons cherché à extraire cet ion du mélange d'acides aminés à analyser.

Divers essais d'élimination, entrepris avant passage sur colonne, ont montré qu'il se produit par ces techniques une perte importante d'acides aminés. De ce fait, nous avons cherché à éliminer l'aluminium après élution. Mettant à profit la faible solubilité de l'alumine, une fois séchée, et son très faible pouvoir de rétention vis-à-vis des acides aminés, en milieu alcalin, nous avons employé la technique suivante : l'éluat ammoniacal est évaporé à sec à basse température puis repris par 20 ml d'ammoniaque 2 N ; après mise en suspension de l'alumine formée, le liquide est centrifugé et 15 ml de surnageant sont recueillis pour l'analyse.

3. Estimation colorimétrique globale

Afin de placer sur les chromatogrammes et les électrophorégrammes des quantités voisines de chacun des mélanges à fractionner, on a procédé à une estimation préalable de la quantité d'acides aminés contenue dans les éluats ammoniacaux.

50 μ l de surnageant sont prélevés et placés sur une feuille de papier à chromatographie Arches 304. Après étalement puis dessiccation de la tache, la feuille est plongée dans une solution de ninhydrine à 1 pour cent dans l'alcool puis placée en étuve ventilée, à 80°C, pendant 30 minutes. Le papier portant

le complexe coloré formé est ensuite découpé et introduit dans un tube à essai contenant 7 ml d'alcool au demi. Puis le tube est placé à l'obscurité et agité de façon douce et intermittente. Au bout de 2 heures, le complexe coloré, élué du papier, se trouve dissous dans la solution hydroalcoolique. L'intensité de la coloration obtenue est alors mesurée en lumière monochromatique ($\lambda = 570 \text{ m}\mu$) et comparée à l'intensité de la couleur produite par un acide aminé de référence, l'acide glutamique.

4. Séparation et dosages par électrophorèse et par chromatographie

Une séparation par électrophorèse est tout d'abord réalisée pour déterminer les proportions relatives d'acides aminés acides, neutres et basiques, suivant la technique de BISERTE et *al.* (1960).

Les mêmes échantillons sont ensuite étudiés par chromatographie sur papier : 150 μg d'acides aminés sont déposés sur des feuilles de papier Arches 304 de $42 \times 48 \text{ cm}$, en un point I (fig. 1) situé à 7,5 cm d'une des largeurs des feuilles (côté AD) et à 13,5 cm d'une des longueurs (côté AB). 20 μl d'une solution-témoin contenant 20 μg d'acide γ -aminobutyrique, 20 μg de valine et 20 μg de leucine sont aussi déposés sur le chromatogramme, en un point J distant de AB et de AD de 2,5 et de 7,5 cm respectivement. 3 étalons internes sont aussi placés sur le chromatogramme : avant le développement, 20 μg d'alanine et 20 μg d'acide aspartique sont déposés respectivement aux points L et M (fig. 1) ; après le passage du premier solvant, 20 μg d'alanine sont déposés au point K.

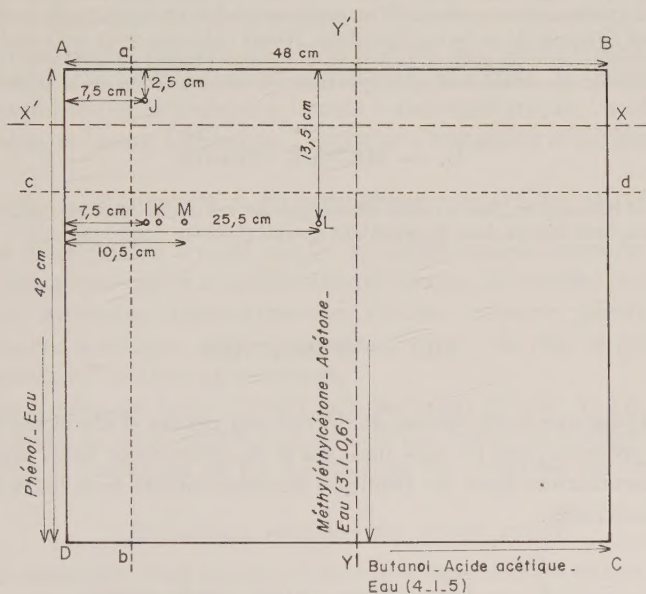


FIG. 1. — Répartition des déposes sur les chromatogrammes

(Point J : solution à analyser ; point J : témoins latéraux ; points K, L, M : étalons interne.
Droites *ab* et *cd* : lignes de pliage ; *X'X* et *Y'Y* : lignes de découpage)

Le solvant employé en première dimension est la phase supérieure du mélange butanol-acide acétique-eau (4/1/5, vol/vol). La durée du développement est de 22 heures.

Après séchage du chromatogramme, la bande portant les témoins latéraux est découpée et révélée à la ninhydrine ; le chromatogramme est ensuite scindé en deux parties, l'une, qui porte les acides aminés de R_F égal ou supérieur à celui de l'acide γ -aminobutyrique et qui est développée orthogonalement avec le mélange méthyléthylcétone-acétone-eau (3-1-0,6, vol/vol), l'autre, qui porte les acides aminés de R_F inférieur et qui est développée orthogonalement au moyen de phénol saturé d'eau.

Après séchage, électrophorégrammes et chromatogrammes sont révélés, puis les taches sont découpées et les acides aminés isolés dosés suivant la technique employée pour l'estimation colorimétrique globale.

Après déduction d'un blanc dû à la coloration du papier, par comparaison avec les gammes obtenues pour chaque acide aminé développé dans les mêmes conditions, les quantités d'acides aminés

présentes sont calculées, exprimées en micromoles ; on en déduit les proportions molaires de chaque acide aminé pour cent de la somme des acides aminés dosés, mode d'expression des résultats qui sera utilisé dans l'exposé qui suit.

5. Critique de la méthode

Une étude critique de cette technique a été réalisée ; nous avons pu comparer les résultats obtenus dans l'analyse par chromatographie sur papier avec ceux que fournit la chromatographie sur colonne avec un autoanalyseur Technicon mis aimablement à notre disposition dans ce but par M. J. CARLES. Les deux méthodes ont fourni des résultats très peu différents ; nous avons pu considérer comme valables les données obtenues par chromatographie sur papier.

Mais la concordance des résultats fournis par les deux méthodes n'implique pas nécessairement que soient valables les données obtenues : on peut craindre qu'il ne se produise, au cours de l'hydrolyse, une différenciation artificielle dans la distribution des acides aminés, par suite de la nature différente et de l'interférence des divers constituants des sols présents dans le milieu soumis à l'hydrolyse.

Une étude expérimentale entreprise afin de répondre à cette question a permis de montrer que présence de masses organo-minérales différentes (horizon de surface, horizon profond), placées au contact d'un mélange d'acides aminés n'entraîne pas de modification notable de la répartition des divers acides aminés étudiés, excepté dans le cas de la tyrosine. Cet acide aminé est en partie détruit au cours de l'hydrolyse en présence de sol pauvre en matière organique ; le taux de destruction est relativement élevé (50 p. cent) en présence d'un horizon minéral profond tandis qu'il est nul en présence d'un horizon humique de surface. Cependant, l'écart entre ces deux taux est faible, comparé à l'amplitude des variations de cet acide aminé dans les milieux étudiés de sorte que l'on ne peut attribuer qu'un rôle mineur aux effets de l'hydrolyse dans la différenciation de la répartition des acides aminés.

B. — MILIEUX ÉTUDIÉS

Les 70 sols ou horizons étudiés ici sont les milieux n° 1 à 2 420 dont les caractères pédoclimatiques et culturaux sont décrits dans le précédent travail (DECAU, 1968 ; tabl. 1).

III. — RÉSULTATS

Les techniques que nous venons de décrire ont permis d'identifier la plupart des acides aminés présents dans les sols analysés et de déterminer leurs proportions relatives. Nous examinerons donc les résultats successivement sous leurs aspects qualitatifs puis quantitatifs.

A. — LES ACIDES AMINÉS RENCONTRÉS

22 à 27 composés réagissant à la ninhydrine ont pu être séparés par chromatographie sur papier dans chacun des milieux étudiés ; ce sont principalement des acides aminés : acide aspartique, acide glutamique, acide α -amino-adipique, glycocholate, thréonine, alanine, hydroxyproline, proline, tyrosine, phénylalanine, méthionine, méthionine sulfoxyde, valine, leucine, isoleucine, acide diaminopimélique, β -alanine, acide γ -aminobutyrique, ornithine, lysine, arginine et histidine.

En outre, trois composés de structure différente mais réagissant aussi à la ninhydrine figurent sur les chromatogrammes : ce sont l'histamine, l'éthanolamine et la glucosamine. Au niveau de ce sucre aminé se situe aussi probablement la galactosamine dont la présence a déjà été signalée dans les sols (STEVENSON, MARKS et VARNER, 1954) mais qui n'est pas séparée de la glucosamine avec le système de solvants employé (LEDERER, 1960).

A ces divers composés, il convient d'en ajouter deux autres, non identifiés et dont les R_{leu} et R_{F} en butanol-acétique et en phénol sont 0,37 et 0,61 pour l'un, 0,35 et 0,95 pour l'autre.

Par ailleurs, l'analyse de quelques échantillons par chromatographie sur résine échangeuse d'ions (autoanalyseur Technicon) a permis de déceler la présence de trois autres composés réagissant à la ninhydrine et qui sont probablement la cystéine, l'acide δ -aminovalérique et la méthylhistidine, laquelle pourrait être le composé de R_{F} 0,35 et 0,95 en butanol-acétique et en phénol sur les chromatogrammes de papier.

Parmi ces acides aminés, l'un d'eux n'a encore jamais été signalé, à notre connaissance, dans les sols : l'acide δ -aminovalérique. Nous avons pu confirmer la présence de ce composé dans divers milieux [horizons profonds de certains sols, (n° 46 et 50), sol d'Afrique n° 71] par une séparation des acides aminés par électrorhéophorèse suivant la technique de BISERTE et *al.*, (1960).

Bref, 32 composés ont en définitive été décelés parmi lesquels 26 ont été séparés ; ce sont l'acide aspartique, l'acide glutamique, l'acide α -aminoadipique, la sérine, le glycolle, la thréonine, l'alanine, l'hydroxyproline, la proline, la méthionine, la méthionine sulfoxyde, la tyrosine, la phénylalanine, la valine, la leucine, l'isoleucine, l'acide diaminopimélique, la β -alanine, l'acide γ -aminobutyrique, l'acide δ -aminovalérique, l'ornithine, la lysine, l'histidine, l'arginine, l'histamine et l'éthanolamine.

B. — RÉPARTITION QUANTITATIVE DES ACIDES AMINÉS

L'analyse quantitative a porté sur les 17 acides aminés suivants : acides aspartique, acide glutamique, acide α -aminoadipique, sérine, glycolle, thréonine, alanine, valine, leucine, isoleucine, hydroxyproline, proline, tyrosine, phénylalanine, acide diaminopimélique, β -alanine, acide γ -aminobutyrique ; de plus le groupe des acides aminés basiques a été analysé globalement.

Nous avons envisagé tout d'abord la répartition globale de ces acides aminés dans l'ensemble des milieux étudiés puis nous avons recherché l'influence des facteurs pédoclimatiques et culturels et les mécanismes par lesquels ces facteurs peuvent intervenir.

1. Répartition moyenne des acides aminés

Trois faits ressortent d'un examen d'ensemble des résultats réunis dans le tableau annexe 1.

a) Les proportions des divers acides aminés sont, en moyenne, très inégales. Le glycolle, l'alanine, l'acide aspartique et l'acide glutamique comptent chacun pour plus de 10 pour cent de la somme des acides aminés dosés ; les acides aminés basiques, la sérine, la leucine, la valine, la thréonine, l'isoleucine, la proline, la phénylalanine, présentent des proportions moyennes décroissantes comprises entre 7,5 et 3,5 pour cent ; la β -alanine, l'acide γ -aminobutyrique, l'hydroxyproline, la tyrosine, l'acide diaminopimélique et l'acide α -aminoadipique viennent ensuite, beaucoup moins abondants.

b) Les proportions des principaux acides aminés présentent, pour l'ensemble des milieux étudiés, des variations qui sont le plus souvent de faible amplitude. Tel est le cas, par exemple, pour le glycolle (moyenne 13,0 p. 100 ; écart-type : 1,77), et, d'une façon générale, pour les acides aminés abondants.

c) Les acides aminés peu abondants présentent, en revanche, des proportions molaires plus dispersées et dont certaines paraissent dépendre notamment de la provenance des sols (sols du Cameroun, sols de France) et des horizons étudiés (horizons de surface, horizons profonds).

Ces premiers résultats nous ont conduit à étudier, de façon plus précise et plus approfondie, l'influence de l'origine et des caractères des sols sur la répartition de leurs acides aminés.

2. Variations de la répartition des acides aminés sous l'influence de conditions pédoclimatiques et culturelles

Comme dans le mémoire précédent, nous avons considéré le sol, à partir de nos données analytiques, comme un système défini par les valeurs de plusieurs variables, c'est-à-dire ici par les proportions de 18 acides aminés.

Nous avons tout d'abord essayé de déterminer dans quelle mesure les valeurs de l'ensemble des variables dépendent des conditions de milieu. Nous avons ensuite cherché puis étudié les variables les plus efficaces dans la différenciation des milieux analysés.

a) Répartition d'ensemble des acides aminés.

Nous avons, en premier lieu, mesuré les « distances » qui séparent nos milieux que définissent 18 variables. Nous avons fait appel pour cela aux distances généralisées D_{jk} de KENDALL et STUART (1966) dont nous avons précédemment rappelé la mesure (DECAU, 1968). Après avoir groupé les milieux comme dans la précédente étude, en fonction de leur origine géographique (sols arables de France (SaFr), sols arables du Cameroun (SaCn)), de leur nature (niveaux arables, horizons des profils (P)), de leur situation en profondeur (horizons de surface (Hs), horizons moyens (Hm), horizons profonds (Hp)), et de leur fumure ⁽¹⁾, nous avons calculé, appliquant la méthode de KENDALL et STUART, les distances entre les moyennes des groupes (distances inter-groupes).

Ensuite, afin de mesurer la dispersion des milieux autour de leurs moyennes, nous avons calculé les distances entre les divers composants et la moyenne de chaque groupe (distances intra-groupes) ainsi que les distances relatives ou « réduites » entre les groupes.

Nous avons enfin cherché le degré de probabilité qu'ont les principaux groupes d'appartenir à des populations différentes.

α) Distances inter-groupes.

Nous avons porté sur un plan (fig. 2) les diverses distances inter-groupes, représentant, avec une distorsion inévitable, des distances qui se répartissent, en fait, suivant un espace à 18 dimensions.

Sur la figure 2 apparaissent à la fois les analogies et les différences entre les sols : ainsi, si nous considérons les trois grands ensembles en lesquels peuvent tout d'abord se répartir les milieux étudiés — sols arables de France, profils de sols de France, sols

⁽¹⁾ La répartition des milieux entre les divers groupes, est indiquée dans le tableau 4 du précédent mémoire (DECAU, 1968). Seuls diffèrent les groupes Hs, Hm et Hp qui comptent respectivement ici, outre les milieux indiqués précédemment, les horizons n° 2417, 2418 et 2420.

arables du Cameroun, nous voyons que la distance entre les moyennes des deux premiers groupes est faible ($D_{\text{SaFr} - \text{P}} = 4,85$) par rapport aux distances entre ces moyennes et la moyenne des sols du Cameroun ($D_{\text{SaFr-SaCn}} = 22,95$) ($D_{\text{P-SaCn}} = 39,61$).

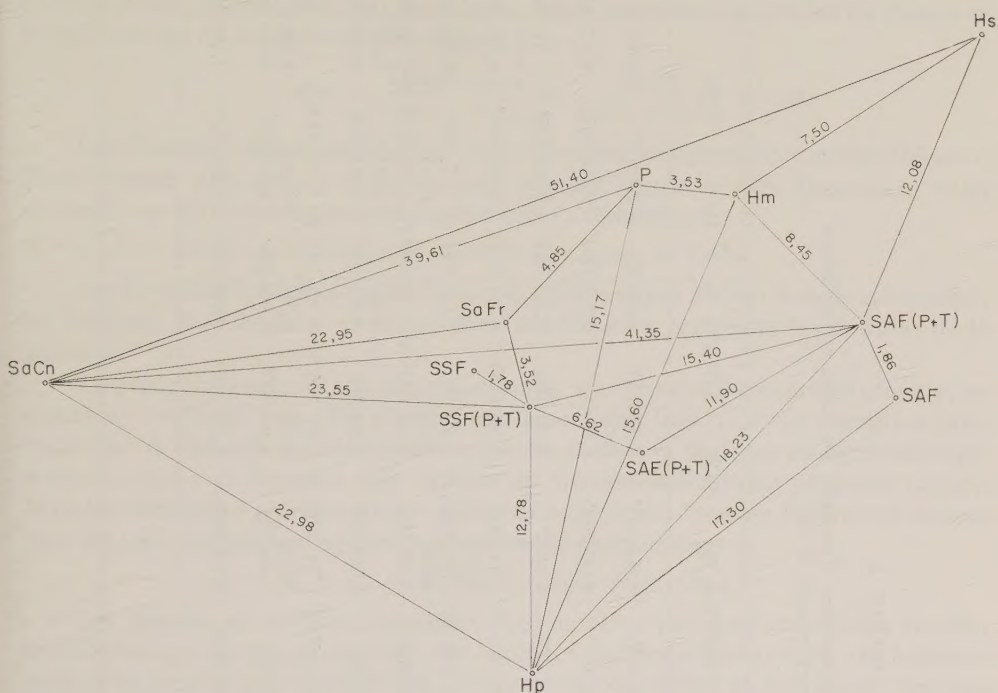


FIG. 2. — Distances (D_{jk} de KENDALL et STUART) entre les répartitions d'ensemble des acides aminés totaux dans divers groupes de sols

SaCn : Sols arables du Cameroun — SaFr : Sols arables de France — P : Profils de sols de France — SSF : Sols sans fumure (sols de France) — SSF (P + T) : Sols sans fumure (Bassin parisien et région toulousaine) — SAE (P + T) : Sols recevant des engrais minéraux (Bassin parisien et région toulousaine) — SAF : Sols recevant du fumier (sols de France) — SAF (P + T) : Sols recevant du fumier (Bassin parisien et région toulousaine) — Hs : Horizons de surface — Hm : Horizons moyens — Hp : Horizons profonds.

Si nous comparons la position des sols d'Afrique non plus seulement à celle des groupes « sols arables » et « profils » de France mais aux sous-groupes plus caractéristiques qui en font partie (sols non fumés, sols fumés, horizons de surface, horizons moyens, horizons profonds), nous voyons que les sols d'Afrique demeurent éloignés de ces divers sous-groupes, mais qu'ils sont plus éloignés des sols fumés que des sols sans fumure, et des horizons de surface que des horizons profonds.

Le seul examen des distances inter-groupes permet donc de mettre en évidence :

1. le caractère particulier des sols camerounais étudiés comparés à l'ensemble des sols de France ;

2. l'action de la fumure et l'influence de la situation des horizons en profondeur sur les distances : sous-groupes des sols de France, sols du Cameroun.

Mais il importe de chercher la valeur relative des distances inter-groupes, c'est-à-dire de rapporter ces distances à la dispersion des milieux à l'intérieur des groupes ou sous-groupes.

TABLEAU I

Distances « réduites » séparant les répartitions d'ensemble des acides aminés totaux dans divers groupes de sols

SaFr (1)	SaCn	Profils (P)	SSF	SSF (P + T)	SAE (P + T)	SAF	SAF (P + T)	Hs	Hm	Hp
SSF 0,406	SSF 0,759	Hm	SSF (P + T) 0,094	SSF 0,074	SaFr 0,455	SAF (P + T) 0,058	SAF 0,058	P 0,212	P 0,091	P 0,391
SSF (P + T) 0,131	Hp 0,837	SaFr 0,432	SaFr 0,106	SaFr 0,131	P 0,495	SaFr 0,445	P 0,220	Hm 0,245	SaFr 0,177	SAE (P + T) 0,409
P 0,432	SaFr 0,901	SAF 0,481	P 0,244	Hm 0,217	SAF 0,266	P 0,181	Hm 0,257	SAF 0,386	SSF (P + T) 0,217	SaFr 0,437
SAF 0,445	SAE (P + T) 0,995	SAE (P + T) 0,195	Hm 0,280	P 0,239	SAE (P + T) 0,282	Hm 0,244	SaFr 0,311	SaFr 0,398	SAF 0,244	SSF (P + T) 0,442
SAE (P + T) 0,155	SSF (P + T) 1,418	Hs 0,212	SAE (P + T) 0,282	SAE (P + T) 0,306	SSF (P + T) 0,306	SAE (P + T) 0,266	Hs 0,427	SAF (P + T) 0,427	Hs 0,245	Hm 0,443
Hm 0,177	P 1,280	SAF (P + T) 0,220	SAF 0,388	SaFr 0,393	Hm 0,306	Hs 0,386	SAE (P + T) 0,463	SSF (P + T) 0,517	SAF (P + T) 0,257	SSF 0,448
SAF (P + T) 0,314	SAF 1,314	SSF (P + T) 0,239	Hp 0,448	Hp 0,442	Hp 0,409	SSF 0,388	Hp 0,554	SSF 0,612	SSF 0,280	SAF 0,504
Hs 0,398	Hm 1,444	SSF 0,244	Hs 0,612	Hs 0,517	SAF (P + T) 0,463	SSF (P + T) 0,393	SSF (P + T) 0,581	SAE (P + T) 0,664	SAE (P + T) 0,306	SAF (P + T) 0,557
Hp 0,437	SAF (P + T) 1,649	Hp 0,391	SAF (P + T) 0,634	SAF (P + T) 0,581	Hs 0,664	Hp 0,504	SSF 0,634	Hp 0,930	Hp 0,443	SaCn 0,834
SaCn 0,901	Hs 2,252	SaCn 1,280	SaCn 0,759	SaCn 1,118	SaCn 0,995	SaCn 1,314	SaCn 1,649	SaCn 2,252	SaCn 1,444	Hs 0,930

(1) Signification des sigles : voir figure 2.

β) Distances « réduites » inter-groupes.

Nous avons calculé les distances relatives ou « réduites » ($d. r.$) en rapportant la distance inter-groupe D à la somme des distances moyennes intra-groupes (r_{SaFr} , r_{SaCn} ...) des ensembles de sols considérés. Ainsi, entre les sols arables de France et les sols arables du Cameroun, nous avons :

$$d. r. = \frac{D_{SaFr - SaCn}}{r_{SaFr} + r_{SaCn}} = \frac{22,95}{15,63 + 9,82} = 0,90$$

Les diverses « distances réduites » ainsi calculées sont groupées dans le tableau 1. Nous voyons ainsi qu'aux distances inter-groupes $D_{SaFr-P} = 4,85$, $D_{SaFr-SaCn} = 22,95$ et $D_{P-SaCn} = 39,61$ correspondent les distances « réduites » :

$$d. r._{SaFr-P} = 0,132, \quad d. r._{SaFr-SaCn} = 0,901 \text{ et } d. r._{P-SaCn} = 1,280.$$

Les distances « réduites » et les distances inter-groupes varient dans le même sens ; les résultats du tableau 1 viennent donc confirmer et compléter les données de la figure 2.

Le groupe des sols du Cameroun présente, vis-à-vis des divers autres groupes, les distances « réduites » les plus grandes (cf. ligne 10 du tabl. 1) à une exception près, toutefois : la distance réduite entre horizons de surface et horizons profonds est supérieure (0,930) à la distance Sols arables du Cameroun-Horizons profonds (0,837). Mais les distances « réduites » entre milieux recevant des fumures différentes demeurent toujours faibles par rapport aux distances précédentes :

$$d. r._{\max.} = d. r._{SSF-SAF (P + T)} = 0,634$$

Les données du tableau 1 viennent ainsi montrer que, dans les milieux étudiés, les différences climatiques exercent, sur la répartition des acides aminés, une influence supérieure à celles qui résultent des différences de profondeur et de fumure. Des trois facteurs étudiés, la fumure est celui qui exerce l'action la plus faible.

Par ailleurs, ces données ne viennent guère modifier les positions relatives des groupes de sols représentés sur la figure 2 : proximité relative, vis-à-vis des sols du Cameroun, des horizons profonds et des sols sans fumure, éloignement, par rapport à ces sols africains, des sols français recevant du fumier et des horizons de surface.

Les résultats du tableau 1 montrent que les distances réduites ont, dans tous les cas, des valeurs faibles : seules, 7 des 55 valeurs du tableau 1 sont supérieures à l'unité. Il existe donc, dans la plupart des cas, une interpénétration certaine entre les groupes, qui, pour la plupart, ne sont probablement pas statistiquement distincts.

Afin de préciser davantage les rapports entre groupes, nous avons tenté de rechercher les seuils de signification de quelques distances réduites observées.

γ) Signification des distances « réduites ».

Nous avons cherché la probabilité qu'ont les composants d'un groupe d'appartenir à ce groupe plutôt qu'à un autre, séparé par une distance réduite donnée.

Soient, dans l'espace, d'une part, les milieux m_1, m_2, m_3, m_n et leur moyenne M, d'autre part la moyenne M' de l'ensemble des milieux $m'_1, m'_2, m'_3... m'_n$.

$$\begin{array}{ccccccc} & & m_1 & & & & \\ & & & & m_4 & & \\ m_2 & & & M & & & M' \\ & & & & m_3 & & \end{array}$$

Nous avons calculé, comme précédemment (DECAU, 1968), d'une part les distances m_1M , m_2M , ... m_nM , d'autre part les distances m_1M' , m_2M' , ... m_nM' , puis cherché si les deux familles de distances sont significativement différentes.

Quelques résultats, obtenus par ces calculs, ont été réunis dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Distances « réduites » et seuils de probabilité des différences de répartitions d'ensemble des acides aminés totaux dans les sols

Distances	(d. r.)	Seuil de probabilité
SaCn-Hs ⁽¹⁾	2,252	< 0,01
SaCn-SAF (P + T)	1,649	< 0,01
SaCn-SaFr	0,901	< 0,01
SaCn-Hp	0,837	< 0,01
SaCn-SSF	0,759	< 0,01
Hp-Hs	0,930	< 0,01
Hp-Hm	0,443	< 0,10
SAF (P + T)-SSF (P + T)	0,581	< 0,20

(¹) Signification des sigles : voir figure 2.

Des seuils de probabilité très faibles sont notés pour les valeurs de *d. r.* supérieures à 0,75, des seuils élevés pour les valeurs inférieures à 0,60. Ces résultats mettent donc l'accent sur les caractères très particuliers des sols d'Afrique et sur la relative uniformité des sols de France, exception faite pour les horizons très différents des profils, quant à la distribution de leurs acides aminés.

En définitive, de l'étude globale de la répartition des acides aminés ressortent les faits suivants :

1. Les sols du Cameroun apparaissent comme significativement distincts de tous les groupes de sols de France.

2. Ces groupes, en revanche, à l'exception des horizons profonds qui diffèrent très nettement des horizons de surface ($P < 0,01$), ne sont pas significativement distincts et appartiennent donc probablement tous à la même constellation (VAN DEN DRIESCHE, 1965).

3. Parmi les facteurs de différenciation étudiés, le climat, la profondeur et la fumure se classent successivement par ordre décroissant d'efficacité.

4. Une interaction se dessine entre les effets des facteurs climatiques et ceux de la profondeur et de la fumure : les horizons profonds et les sols ne recevant pas de fumure sont plus proches des sols d'Afrique par la répartition de leurs acides aminés que ne le sont les horizons de surface et les sols fumés.

Il convient maintenant de rechercher quels sont, parmi les 18 acides aminés analysés, les agents les plus importants dans la différenciation des milieux étudiés.

TABLEAU 3

*Distances particulières (d. p.) et distances particulières « réduites » (d. p. r)
entre les proportions moyennes des acides aminés des principaux groupes de sols*

	Asp	Glu	Adi	Ser	Gly	Thr	Ala	Val	Leu	Ile	Hyp	Pro	Tyr	Phe	Dpm	β -Ala	γ -Abn	Bas
SaCn-SaFr	d. p.	0,46	0,67	1,17	1,60	0,03	0,13	0,08	1,45	2,10	2,60	0,08	0,33	0,70	1,45	2,04	2,73	3,00
	d. p. r.	0,23	0,30	1,12	1,74	0,01	0,07	0,03	0,77	2,76	3,66	0,05	0,22	0,77	0,81	2,13	4,07	2,56
SaCn-SSF(P+T)	d. p.	0,77	1,04	1,17	5,79	0,12	0,00	0,09	1,45	2,28	3,45	0,0	0,04	0,70	1,45	2,04	1,17	1,04
	d. p. r.	0,52	0,57	0,78	6,51	0,06	0,00	0,04	0,74	4,07	5,94	0,00	0,04	1,32	0,96	2,10	2,44	1,73
SaCn-SAF(P+T)	d. p.	4,24	2,04	2,17	0,92	0,30	1,50	1,35	5,89	3,91	0,08	0,26	1,71	3,14	0,42	1,50	0,88	7,10
	d. p. r.	2,54	0,85	2,63	3,07	0,17	0,77	0,71	3,66	5,28	0,11	0,13	0,73	5,46	0,18	1,29	0,58	12,46
SaCn-Hs	d. p.	1,65	0,45	3,92	2,28	1,35	0,70	0,01	3,08	6,71	4,17	0,42	0,17	2,22	1,45	7,04	6,81	2,87
	d. p. r.	1,04	0,24	3,44	3,12	0,63	0,44	0,01	1,97	7,53	7,18	0,24	0,14	1,47	0,94	12,57	0,98	3,34
SaCn-Hp	d. p.	3,45	0,01	3,92	3,38	0,63	0,37	1,82	0,30	0,73	2,40	1,00	1,08	0,07	0,84	0,08	0,11	3,01
	d. p. r.	1,94	0,00	6,03	3,10	0,22	0,25	1,05	0,14	0,91	1,60	0,44	0,60	0,06	0,58	0,12	0,24	1,88
SAF(P+T)-SSF(P+T)	d. p.	1,10	0,17	0,24	2,10	0,04	1,45	2,16	1,50	0,22	0,03	0,26	1,21	1,04	0,30	0,05	0,02	2,67
	d. p. r.	1,12	0,09	0,12	2,08	0,06	0,69	1,48	0,83	0,20	0,03	0,13	0,47	1,93	0,12	0,04	0,01	4,11
Hp-Hs	d. p.	0,33	0,57	0,00	0,11	0,16	0,05	2,16	1,45	3,01	0,35	2,73	0,40	4,77	0,08	5,61	5,23	0,00
	d. p. r.	0,23	0,27	0,00	0,07	0,08	0,02	1,91	0,77	2,05	0,20	1,12	0,18	2,79	0,05	10,20	6,97	0,00
Moyennes	d. p.	1,75	0,71	1,84	2,31	0,38	0,60	1,10	2,16	2,70	1,78	0,68	0,71	1,39	0,86	2,62	2,42	2,81
	d. p. r.	1,09	0,33	2,02	2,81	0,18	0,32	0,75	1,27	3,40	2,67	0,30	0,34	1,94	0,52	4,10	3,61	3,72

b) *Répartition des principaux acides aminés.*

Les « distances » de KENDALL et STUART (1966) considérées ci-dessus sont les sommes arithmétiques de 18 distances élémentaires obtenues à partir des écarts observés sur chacun des 18 acides aminés dosés.

Examinons maintenant les composantes de ces distances.

Nous avons réuni, dans le tableau ci-dessus, les distances particulières (*d. p.*) qui séparent les principaux groupes de sols (SaCn, SaFr, SSF (P - T), SAF (P + T), Hs, Hp) ainsi que les « distances particulières réduites » correspondantes.

Distances particulières et distances particulières « réduites » sont en étroite corrélation ; nous examinerons donc simultanément les deux séries de résultats.

Un examen d'ensemble du tableau 3 montre que de nombreux acides aminés participent à la séparation, à la dispersion des groupes de milieux, mais aussi que les acides aminés basiques, la β -alanine, l'acide γ -aminobutyrique, la leucine et la tyrosine sont ceux qui jouent généralement le plus grand rôle (cf. ligne 9 du tabl. 3). Nous étudierons donc plus particulièrement, dans la suite du présent mémoire, la répartition de ces acides aminés.

Les données du tableau 3 montrent aussi que les acides aminés basiques, la β -alanine, l'acide γ -aminobutyrique, la tyrosine et la leucine participent de façon différente aux diverses distances calculées :

— Les acides aminés basiques sont, pour une large part, responsables de l'écart observé entre sols d'Afrique et sols de France recevant du fumier.

— La β -alanine et l'acide γ -aminobutyrique, dont les écarts varient parallèlement d'une distance à l'autre, jouent un grand rôle dans les distances entre horizons de surface et sols d'Afrique d'une part, entre horizons de surface et sols profonds d'autre part.

— La tyrosine et la leucine interviennent surtout dans les distances sols du Cameroun-sols fumés de France et sols du Cameroun-horizons de surface.

Cette analyse des distances intergroupes, à l'échelle des différentes variables, met donc à la fois l'accent sur le rôle particulièrement important de la leucine, de la tyrosine, de la β -alanine, de l'acide γ -aminobutyrique et des basiques, mais aussi sur le rôle extrêmement différent, d'une distance à l'autre, de ces variables principales ; cependant, elle ne nous renseigne pas sur la valeur exacte ni sur le sens des écarts observés.

Nous allons, dans ce but, considérer chacune des 5 variables les plus importantes et donc considérer les proportions molaires de la leucine, de la tyrosine, de la β -alanine, de l'acide γ -aminobutyrique et des acides aminés basiques (tabl. 4).

Les données du tableau 4 montrent que les différences moyennes de proportions molaires d'acides aminés entre des groupes de milieux très différents sont faibles, dans l'ensemble, tant en valeur absolue qu'en valeur relative, bien que nous ayons groupé ici les acides aminés dont les taux sont les plus variables. Cependant, les écarts sont, dans de nombreux cas, hautement significatifs. Il en est ainsi pour chacun des acides aminés lorsqu'on compare le groupe des sols arables de France à celui des sols arables du Cameroun. Par contre, les écarts significatifs concernent seulement 4 et 2 acides aminés respectivement, dans la comparaison des horizons de surface et des horizons profonds d'une part, des sols fumés et sans fumure d'autre part.

Ces résultats sont en accord avec les données du tableau 3. Aux « distances particulières réduites » faibles correspondent des différences faibles et non significatives. Tel est le cas pour les *d. p. r.* SSF (P + T) — SAF (P + T) de la leucine (0,20), de la β -alanine (0,04) et de l'acide γ -aminobutyrique (0,01). Aux *d..p. r.* élevées, voisines de 2 ou supérieures, correspondent, en revanche, des écarts significatifs.

TABLEAU 4

Répartition moyenne comparée des proportions molaires de quelques acides aminés dans les principaux groupes de sols

	Leu	Tyr	β Ala	γ Abu	Ac. am. basiques
Sols arables de France ...	6,9	1,0	2,0	1,8	7,2
Sols arables du Cameroun	4,7 ++] ⁽¹⁾	0,3 ++] ⁽²⁾	3,1 ++]	3,7 ++]	10,1 ++]
Sols sans fumure (P + T) .	7,0]	0,8]	2,0]	2,0]	7,7]
Sols avec fumure (P + T)	7,4]	1,2 ++]	2,1]	2,1]	6,1 ++]
Horizons de surface	8,3	1,6	1,2	1,1	7,2
Horizons profonds	6,3 +++]	0,8 +++]	2,8 ++]	2,9 +++]	7,3]

⁽¹⁾ +++ : différences significatives au seuil de 0,01,

⁽²⁾ ++ : différences significatives au seuil de 0,02.

Mais l'examen des proportions molaires des acides aminés n'a pas pour unique résultat de confirmer les résultats antérieurs, de situer les écarts et d'en montrer la valeur statistique : il permet aussi d'en préciser le sens et de pousser plus avant la compréhension des positions relatives des groupes de sols de la figure 2. Ainsi, la parenté, relative, des sols arables du Cameroun et des horizons profonds résulte de leur faible proportion commune de leucine, de tyrosine, de β -alanine, et d'acide γ -aminobutyrique tandis que leur éloignement tire en grande partie son origine des différences de taux d'acides aminés basiques.

De même, la relative proximité des sols sans fumure et des sols du Cameroun, comparée au grand éloignement de ces derniers vis-à-vis des sols fumés s'explique aussi par le fait que sols du Cameroun et sols sans fumure se rapprochent davantage par leurs proportions de tyrosine et d'acides aminés basiques.

En définitive, malgré son uniformité d'ensemble, dans l'échantillon des sols étudiés, la répartition globale des acides aminés s'avère dépendre des conditions climatiques et pédologiques, ainsi que le montre l'analyse comparée de milieux très différents : sols arables de France et sols arables du Cameroun, horizons de surface et horizons profonds.

Les conditions culturales, en revanche, malgré la variété et l'effet cumulé des différences des traitements, marquent d'une plus faible empreinte la répartition des acides aminés.

La leucine, la tyrosine, la β -alanine, l'acide γ -aminobutyrique et les acides aminés basiques sont les acides aminés dont les proportions présentent, sous l'effet de conditions pédoclimatiques diverses, les plus grandes amplitudes de variation.

Nous nous proposons maintenant, à partir des données descriptives que nous venons de résumer, de chercher et d'expliquer l'origine de l'homogénéité d'ensemble et des différences particulières observées dans la répartition des acides aminés des sols.

IV. — DISCUSSION

A. — HOMOGÉNÉITÉ DE COMPOSITION DES SOLS EN ACIDES AMINÉS

La matière organique du sol, considérée dans son ensemble, ne constitue pas une masse homogène mais comprend à la fois :

- des résidus organiques non décomposés ou en voie de décomposition, provenant des plantes qui se développent sur le sol,
- les corps des organismes vivant dans le sol et participant plus ou moins, directement ou indirectement, à l'évolution de ces résidus organiques,
- des complexes de néoformation constituant l'humus.

La relative uniformité de distribution des acides aminés d'un milieu à l'autre implique l'uniformité de répartition des acides aminés dans ces divers constituants organiques du sol.

1^o Des résidus végétaux très différents ont été analysés par SOWDEN et IVARSON (1959). Ces auteurs ont déterminé les 16 acides aminés principaux contenus dans les litières de feuilles caduques et les aiguilles de résineux et montré qu'il n'existe pas d'écart notable entre ces deux types de résidus organiques, pourtant très différents.

Les analyses de LUGG (1949) et de FAUCONNEAU (1960), relatives à diverses plantes fourragères, luzerne et graminées notamment, conduisent à des conclusions voisines.

On ne peut donc guère attendre, de différences dans la nature des résidus végétaux, une diversification des sols dans la répartition de leurs principaux acides aminés.

2^o Aux différences de nature et d'abondance des matières végétales vient s'ajouter la diversité des organismes vivant dans le sol.

SOWDEN et IVARSON (1959) ont ainsi montré la large prédominance des bactéries et des actinomycètes dans un sol brun forestier et celle des champignons dans un podzol. Mais ces auteurs ont aussi observé qu'il n'en résulte pas de différences dans la répartition des acides aminés.

Ceci peut provenir du fait que la répartition des principaux acides aminés ne diffère pas fondamentalement d'une espèce microbienne à l'autre, comme le montrent notamment, pour quelques acides aminés, les analyses de REUSSER, SPENCER et SALLANS (1957) et celles d'ANDERSON et JACKSON (1958), et aussi du fait que ces organismes, quoique abondants, ne renferment qu'une fraction assez limitée des acides aminés totaux du sol.

3° A la relative uniformité de composition des résidus organiques des végétaux et des nombreux organismes du sol s'ajoute celle des complexes humiques de néoformation. Ceci a été montré par les observations de PARKER, SOWDEN et ATKINSON (1952), comparant la distribution des acides aminés dans plusieurs fractions humiques colloïdales issues de sols très différents, puis confirmé par BREMNER (1955 *a*, 1955 *b*) et JACQUIN (1960, 1963) respectivement, dans la comparaison d'acides humiques gris et bruns issus d'un même sol et dans celle d'acides humiques issus d'horizons très différents.

Les analyses de ces différents auteurs ont montré que les acides aminés les plus abondants sont, dans chaque cas, l'acide aspartique, l'acide glutamique, le glycolle, l'alanine et les leucines.

Ces similitudes permettent d'expliquer la relative uniformité de répartition observée pour les acides aminés les plus abondants. Mais nos analyses ont aussi montré que la répartition de certains acides aminés dépend soit des conditions climatiques, soit de la fertilisation appliquée au sol ou encore de la nature et de la situation des horizons de sol.

B. — LES DIFFÉRENCES DE RÉPARTITION DES ACIDES AMINÉS ET LEURS CAUSES

L'origine des écarts, qui résultent de l'influence du climat, de la fumure et de la profondeur, dans les répartitions observées des acides aminés, peut tout d'abord être recherchée dans l'action de ces facteurs sur la teneur des sols en matières organiques. Mais de ces facteurs dépend aussi l'état d'humification de la matière organique.

Par ailleurs, les conditions de sol (pH, nature et proportions relatives des divers constituants) et les conditions climatiques et culturales interfèrent.

Nous serons donc naturellement conduit à envisager successivement le rôle du taux et de la nature des matières organiques et celui des conditions de sol.

1. *Influence de la teneur des milieux en matière organique*

Le niveau humique des sols étudiés dépend des conditions climatiques, de la fumure et de la profondeur, ce qu'illustrent les résultats du tableau 5 dans lequel sont réunies les teneurs moyennes en matière organique des principaux groupes de sol.

TABLEAU 5

Teneurs moyennes des principaux groupes de sols en matière organique

	Hp	SSF (P + T)	Hm	SaCn	Hs
Mat. org. % de sol.	1,25	1,73	2,16	5,92	8,58

Mais, la teneur en matière organique ne saurait être, pour l'ensemble des milieux analysés, l'unique facteur de différenciation des proportions molaires des divers acides aminés. Rapprochons, en effet, les données ci-dessus (tabl. 5) et les résultats de la figure 2. Si nous prenons pour base la répartition des acides aminés dans les milieux les plus pauvres en matière organique (SSF (P + T) et Hp), nous voyons que les

milieux plus riches (SaCn, SAF (P + T)), Hs) ne s'en écartent pas tous trois suivant la même direction. Les sols du Cameroun et les horizons de surface se placent de « part et d'autre » de ces milieux malgré leurs teneurs en matière organique assez voisines. Par contre, les sols fumés et les horizons de surface, milieux provenant de France, s'éloignent de SSF (P + T) et de Hp dans des directions plus voisines.

Ces observations montrent qu'il ne faut pas chercher dans la variation du taux de matière organique la principale origine des différences de répartition des acides aminés dans l'ensemble des milieux étudiés.

Il convient donc de ne pas envisager seulement le résultat global de l'action des facteurs climatiques, pédologiques et culturaux, c'est-à-dire leur effet sur le bilan humique, mais plutôt de considérer leur action sur les diverses phases de la dynamique de l'humus. Une approche dans cette voie est fournie par la détermination des proportions relatives de matière organique libre, non humifiée, et de matière organique liée, transformée en humus, simultanément présentes dans les sols.

2. Influence du degré d'humification de la matière organique

La répartition de la matière organique entre ces deux formes apparaît comme très différente dans les divers groupes de milieux étudiés : le rapport $\frac{\text{M. o libre}}{\text{M. o liée}}$, très faible dans les sols du Cameroun (tabl. 6), s'élève dans les horizons profonds et dans les sols sans fumure, pour atteindre ses valeurs maximales dans les horizons de surface des profils.

TABEAU 6

Proportions relatives moyennes de la matière organique libre et de la matière organique liée dans différents groupes de sols

SaCn	SSF (P + T)	SAF (P + T)	Hp	Hs
0,068	0,123	0,214	0,094	0,440

Or, la distribution des acides aminés varie régulièrement en fonction des proportions relatives de matière organique libre et liée : les distances intergroupes D_{jk} qui séparent SaCn de Hp, de SSF (P + T), de SAF (P + T) et de Hs sont croissantes (22,98 ; 23,55 ; 41,35 ; 51,40), comme le sont aussi, dans ces groupes de sols, les rapports M. o libre/M. o liée.

Il semble donc que l'on puisse attribuer au degré d'humification différent de la matière organique des sols, la répartition différente de leurs acides aminés.

Cette hypothèse a été vérifiée par l'analyse des acides aminés contenus dans la matière organique libre et dans la matière organique liée issues de plusieurs horizons de sol.

Les diverses fractions organiques, séparées par la méthode densimétrique de MONNIER, TURC et JEANSON-LUUSINANG (1962) présentent une répartition différente

de leurs acides aminés, ce qu'illustre la figure 3 sur laquelle ont été rappelées les positions relatives des sols du Cameroun, des horizons de surface et des horizons profonds. Les fractions libres, quel que soit l'horizon d'où elles sont issues, demeurent voisines et se situent l'une et l'autre près de Hs ; les matières organiques liées, par contre, se situent diversement suivant leur provenance : au voisinage de Hs, entre Hs et Hp, lorsqu'elles sont issues d'un horizon de surface, au voisinage de Hp, entre Hp et SaCn, lorsqu'elles proviennent d'un horizon profond. Matières organiques libres et matières organiques liées « encadrent » ainsi à peu près Hs et Hp, résultat logique puisque Hs et Hp renferment à la fois des matières organiques libres et des matières organiques liées ; mais elles restent éloignées de SaCn qui occupe une position « extérieure », éloignée du polygone Mo libre (Hp)-Mo libre (H)-Mo liée (Hs)-Mo liée (Hp)-Hp-Hs.

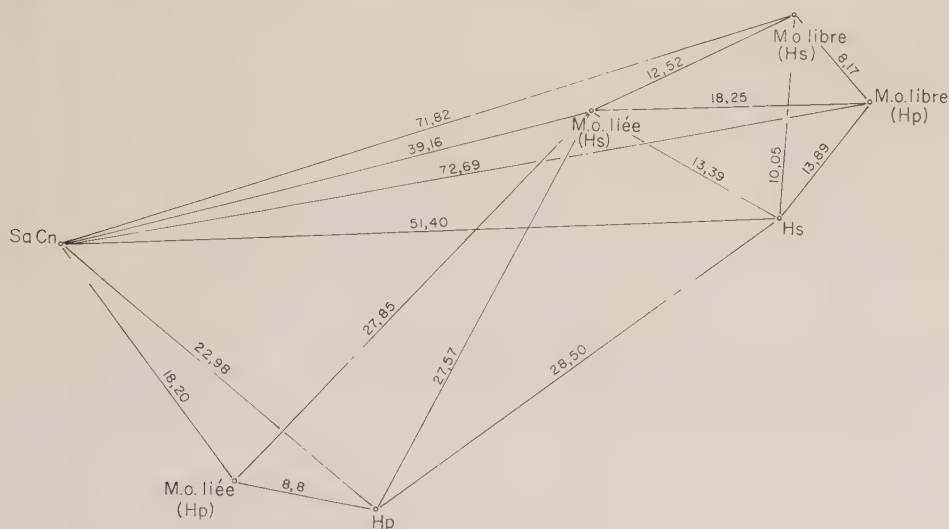


FIG. 3. — Distances (D_{jk} de KENDALL et STUART) entre les répartitions d'ensemble des acides aminés totaux dans les sols et dans les matières organiques libres et liées

Cette position particulière de SaCn ainsi que la valeur élevée de la distance M. o. liée Hs-M. o. liée Hp, distance qui sépare deux matières organiques que l'on pourrait *a priori* croire de même nature, montrent qu'interviennent aussi, outre le degré d'humification, les *conditions* dans lesquelles celle-ci a lieu.

La comparaison des proportions molaires des acides aminés étudiés précédemment (leucine, tyrosine, β -alanine, acides γ -aminobutyrique et basiques), qui jouent ici encore, dans la différenciation des substrats, un rôle très important, va nous permettre de localiser les principales différences.

Nous voyons (cf lignes 1 et 2 du tableau 7) que la matière organique libre diffère de la matière organique liée à la fois par ses proportions supérieures de leucine et de tyrosine et ses proportions plus faibles de β -alanine et d'acide γ -aminobutyrique. En revanche, la proportion des acides aminés basiques n'est pas différente.

Mais les écarts entre matière organique libre et matière organique liée des horizons de surface sont faibles et significatifs en un cas seulement, tandis qu'ils sont plus importants et plus largement significatifs lorsqu'on considère les deux formes de ma-

tière organique des horizons profonds ; il en résulte qu'apparaissent, entre les humus issus de niveaux de profondeur différente, des écarts importants entre les proportions de leucine et de tyrosine, moins abondants en profondeur, et les proportions de β -alanine et d'acide γ -aminobutyrique, plus abondants.

TABLEAU 7

Répartition moyenne ⁽¹⁾ comparée des proportions molaires de quelques acides aminés dans la matière organique libre et dans la matière organique liée de divers horizons de sols

Acide aminé		Leucine	Tyrosine	β Alanine	Acide γ -amino- butyrique	Acides aminés basiques
Hs + Hp	M.o libre	7,5 ++	1,8 +	1,0 +++	0,6 +	8,6
	M.o liée	6,1 (2)	1,0	2,3	1,7	7,9
Hs	M.o libre	8,0	1,8	0,6 +++	0,2	7,7
	M.o liée	6,9	1,5	1,3	0,5	7,5
Hp	M.o libre	7,0	1,8 +	1,3 +++	1,0 +	9,4
	M.o liée	5,5	0,5	3,3	2,9	8,2
M.o liée	Hs	6,9 +	1,5	1,3 +	0,5	7,5
	Hp	5,5	0,5	3,3	2,9	8,2

(1) Horizons fractionnés : Hs (n° 20, 43 et 47) ; Hp (n° 23, 46 et 50).

(2) Différences significatives au seuil de 0,05 (+), de 0,02 (++) ou de 0,01 (+++).

Les résultats du tableau 7 viennent donc confirmer l'influence du degré d'humification dans la répartition de la leucine, de la tyrosine et des acides ω aminés dans les sols sans fumure et dans les sols fumés, dans les horizons de surface et dans les horizons profonds, dans les sols de France et dans les sols du Cameroun. Ils localisent en partie les différences, entre humus de surface et humus profonds d'une part, et entre sols de France et sols du Cameroun d'autre part, mais ils ne permettent pas d'expliquer ces différences.

Celles-ci doivent nécessairement résulter des conditions de milieu différentes dans lesquelles évoluent les acides aminés.

3. Influence des conditions de sol

Les conditions pédologiques interfèrent avec les conditions climatiques et culturales dans leur action sur les grandes phases de l'évolution de l'azote et agissent donc sur les proportions relatives de matière organique libre ou liée, il apparaît aussi que certains caractères des sols, notamment le pouvoir absorbant et l'acidité ou la teneur en calcaire, interviennent plus directement dans le métabolisme des acides aminés ; c'est ce que suggèrent plusieurs de nos résultats analytiques.

Nous avons noté (tabl. 8), dans les sols arables de France, une augmentation des proportions d'acides aminés acides avec le taux d'argile (coefficient de corrélation

égal à 0,66 ; relation hautement significative). Dans ces mêmes sols, les proportions de ces acides aminés sont aussi plus faibles dans les milieux acides que dans les milieux calcaires ; il en va de même dans les profils.

TABLEAU 8

*Influence du taux d'argile et du calcaire des sols arables
sur la répartition relative des acides aminés acides*

	Taux d'argile p. 100					Taux de calcaire p. 100	
	0-10	10-15	15-20	20-25	25-40	⁰ (pH < 7,0)	0,1-50,0
Proportions d'acides aminés acides (1) ..	19,4	20,2	23,1	23,8	25,2	20,8	24,3 +++

(1) P. 100 d'acides aminés totaux.

L'augmentation du taux d'acides aminés acides avec la teneur en argile et avec le pH ou la teneur en calcaire pourrait résulter d'une protection de ces acides aminés contre la dégradation microbienne, par adsorption ou par insolubilisation, comme le suggèrent aussi, pour des sédiments lacustres, les observations de SWAIN (1961).

De même, les teneurs élevées des sols d'Afrique en acides aminés basiques pourraient provenir, non seulement d'une active synthèse de ces acides aminés par les microorganismes, mais aussi de leur protection contre la dégradation bactérienne ; les acides aminés pourraient se trouver protégés grâce à leur adsorption sur les colloïdes minéraux de ces sols, soit à l'état isolé, soit sous forme de protéines (complexes silico-protéiques d'ESTERMANN, PETERSON et Mc LAREN, 1959).

De même, les variations des proportions de divers acides aminés dans les fractions humiques d'horizons de profondeur différente, variations qui présentent leur plus grande amplitude dans les sols à pseudogley, suggèrent l'intervention d'un facteur variant avec la profondeur, l'aération du milieu.

Or, vers la profondeur, diminuent surtout les taux de deux acides aminés hydroxylés, la tyrosine et l'hydroxyproline. L'abaissement des proportions de ces acides aminés peut s'expliquer de diverses manières : il paraît possible que ces acides aminés oxygénés ne se forment pas en aussi grande quantité dans les horizons profonds que dans les horizons superficiels ; il se peut aussi qu'ils soient utilisés par les microorganismes en milieu pauvre en oxygène, de préférence à certains acides aminés qui n'en renferment pas.

Par ailleurs, la présence, en plus grande quantité dans les horizons profonds que dans les horizons de surface, de β -alanine et d'acide γ -aminobutyrique pourrait aussi être liée aux différences d'aération des milieux.

Afin de tenter de vérifier ces dernières observations et ces hypothèses, nous avons étudié l'influence des conditions d'aération sur l'évolution des acides aminés. Le travail expérimental réalisé dans ce but et les résultats obtenus seront décrits dans un prochain mémoire.

V. — CONCLUSION

A la diversité de provenance et de fumure des sols et des profils analysés correspond une uniformité d'ensemble de la répartition de la plupart des acides aminés, uniformité qui n'exclut pas cependant certaines variations particulières importantes ; prédominance des acides aminés basiques et des acides ω aminés sous climat sub-équatorial, de la tyrosine dans les sols fumés et dans les horizons de surface notamment.

L'uniformité de répartition s'explique par les convergences de structure et de métabolisme des êtres vivants.

La diversité résulte, dans une faible mesure, de l'influence des facteurs climatiques, pédologiques et culturels sur le niveau humique et, pour une plus large part, de l'influence de ces facteurs sur les rythmes relatifs d'organisation, d'humification et de minéralisation de l'azote.

L'analyse de la répartition des acides aminés dans des milieux de texture et de pH différents suggère en outre l'influence active, sur la dynamique des acides aminés, de certaines propriétés des sols (pouvoir absorbant, pH) ; celles-ci interviendraient notamment par des phénomènes de protection contre la dégradation microbienne (par adsorption ou par insolubilisation) ; ainsi s'expliquerait, au moins en partie, les proportions élevées d'acides aminés basiques des sols d'Afrique et celle des acides aminés acides dans ces mêmes sols et dans des sols de France argileux ou calcaires.

Enfin, la comparaison de matières humiques provenant d'horizons divers met en lumière des différences de répartition des acides aminés indépendantes de la nature de la matière organique mais liées en revanche à la situation de ces horizons dans les profils. Ces différences paraissent devoir résulter, au moins partiellement, de l'influence des conditions d'aération de ces milieux sur la répartition de leurs acides aminés.

Reçu pour publication en août 1968.

SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF THE EFFECTS OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON THE SOIL'S NITROGEN DISTRIBUTION

II. — AMINO-ACIDS EXTRACTED BY HYDROLYSIS

The distribution of the amino-acids extractable by hydrolysis has been investigated in 70 soils or horizons included within a wide range of pedo-climatic and cultural conditions.

Qualitative analysis of the hydrolyzates has enabled to detect and identify, in the deep horizons of some profiles, a new amino-acid of the soil : the δ amino-valeric acid.

Quantitative analysis of the amino-acids, and calculation of the intervals (Djk KENDALL and STUART's intervals) between the observed distributions of these compounds, has permitted to evince and specify the effects of climatic, pedological and cultural conditions.

The soils in the Cameroons are in a sub-equatorial tropical climate and belong, owing to the distribution of their aminoacids, to populations other than the soils in France where the climates are temperate (manured or unmanured soils, surface, moderately-deep and deep horizons). Thus, the proportions of basic amino-acids and ω -amino-acids are higher while the proportions of leucine and tyrosine are lower in African soils than the analysed French ones.

Analysis of the successive levels of various profiles also evidenced substantial differences that depend on the position of horizons in depth : as depth increases, the molar proportions of β alanine and γ -amino-butyric acid increase, while the percentages of leucine and tyrosine drop.

Lesser variations, mostly insignificant, are caused in French tillable soils, by manure.

Analysing how the pedo-climatic and cultural factors take effect shows :

- i) the slight effect of these factors through the humic level ;
- ii) their effect more marked owing to their action on the pedogenesis, humification and mineralization of the organic matter (influence of the relative proportions of either free or bound organic matter to the distribution of the amino-acids) ;
- iii) their effects on the processes of synthesis and bacterial degradation of the amino-acids (protective phenomena against bacterial degradation arising from clay or limestone, influence of acidity and aeration conditions).

ZUSAMMENFASSUNG

BEITRAG ZUR UNTERSUCHUNG DES EINFLUSSES DER MILIEUEIGENSCHAFTEN AUF DIE VERTEILUNG DES BODENSTICKSTOFFES

II. — MITTELS HYDROLYSE EXTRAHIERTE AMINOSÄUREN

Die Verteilung der mittels Hydrolyse extrahierbaren Aminosäuren wurde in 70 Böden oder Horizonten untersucht, die eine breite Skala von pedoklimatischen und landwirtschaftlichen Bedingungen darstellten.

Die qualitative Analyse der Hydrolysate erlaubte, in den tiefen Horizonten gewisser Profile eine neue Aminosäure des Bodens : die δ Aminovaleriansäure, zu entdecken und zu identifizieren.

Die quantitative Analyse der Aminosäuren und auch die Berechnung der Abstände (Abstände Djk de KENDALL und STUART), die beobachteten Verteilungen dieser Zusammensetzungen trennen, erlaubten, den Einfluss der klimatischen und pedologischen und landwirtschaftlichen Bedingungen zu erklären und zu präzisieren.

Die einem subäquatorialen, tropischen Klima ausgesetzten Böden des Kameruns gehören, durch die Verteilung ihrer Aminosäuren, einer Art an, die sich von den mässigen klimatischen Bedingungen ausgesetzten Böden Frankreichs unterscheidet (ungedüngte Böden, gedüngte Böden, Oberflächen-Horizonte, mittlere und tiefe Horizonte). So ist insbesondere der Anteil an basischen Aminosäuren und an Aminosäuren grösser, und der Anteil an Leucin und an Tyrosin schwächer in diesen afrikanischen Böden, als in den untersuchten französischen Böden.

Bedeutsame Unterschiede, die von der Lage der tiefliegenden Horizonte abhängen, werden auch, mittels der Analyse der aufeinanderfolgenden Ebenen verschiedener Profile, festgestellt : mit zunehmender Tiefe werden insbesondere die molaren Verhältnisse von β -Alanin und γ -Aminobuttersäure grösser, und die von Leucin und Tyrosin schwächer.

Variationen geringeren Umfangs, die meistens unwesentlich sind, werden in den französischen Ackerböden durch die Düngung hervorgerufen.

Die Analyse der Wirkungsweise der pedoklimatischen und landwirtschaftlichen Faktoren zeigt :

- die schwache Einwirkung dieser Faktoren durch die Vermittlung der humushaltigen Ebene.
- ihre ausgeprägtere Einwirkung durch die Vermittlung ihres Einflusses auf die Organisations- feuchtheits- und Mineralisierungsphänomene der organischen Materie (Einfluss der relativen Anteile an freier oder gebundener organischer Materie auf die Verteilung der Aminosäuren).
- ihre Einwirkung auf die durch Bakterien hervorgerufenen Synthese- und Abbauprozesse der Aminosäuren (Die dem Ton oder dem Kalk zuzuschreibenden Schutzwirkungen gegen Bakterienabbau, Einfluss des Säure- und Belüftungszustandes).

РЕЗЮМЕ

К изучению влияния условий среды на распределение азота почв.

II. Аmino-кислоты экстрагированные с помощью гидролиза.

Ж. ДЭКО.

Автор изучил распределение аmino-кислот экстрагированных с помощью гидролиза из 70-ти образцов почв и почвенных горизонтов, представляющих широкий веер педологическо-климатических условий, а также и условий окультуривания.

Качественный анализ гидролизатов позволил выявить и отождествить в глубоких горизонтах некоторых профилей новую почвенную аmino-кислоту : γ -амино-валериановую.

Количественный анализ аmino-кислот и вычисление расстояний (расстояния D. JR Кендалля и Стюарта) разделявших наблюдавшиеся распределения этих соединений, позволили выявить и уточнить эффект климатических и педологических условий, также как и условий культуры.

В смысле распределения их аmino-кислот почвы Камеруна, расположенные в тропическом субэкваториальном климате, принадлежат к иной группировке чем почвы Франции, лежащие в поясе умеренного климата (почвы удобренные, удобренные почвы, поверхностные горизонты, средние и глубокие горизонты); так, в частности, пропорции основных аmino-кислот и γ -амино-кислот более велики, а пропорции лейцина и тирозина — более низки в африканских почвах по сравнению с анализированными французскими почвами.

При помощи анализов последовательных уровней разных профилей автору удалось также выявить крупные различия, в зависимости от глубины расположения горизонтов; по мере углубления увеличиваются, в частности, молярные пропорции β -аланина и γ -амино-масляной кислоты, в то время как содержание лейцина и тирозина — уменьшается.

Изменения меньшего порядка, не показательные в большинстве случаев, вызываются во французских пахотных почвах — удобрением.

Анализ действия педологическо-климатических факторов и окультуривания выявил :

— Незначительное действие этих факторов на уровень гумуса.

— Действие более заметное на явления организации, гумификации и минерализации органического вещества (влияние относительных пропорций свободного или связанного органического вещества на распределение аmino-кислот) — действие на процессы синтеза и микробиальной деградации аmino-кислот (явления защиты против микробиальной деградации, вызванные глиной или известняками, влияние условий кислотности и аэрации).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON R. F., JACKSON R. W., 1958. Essential amino-acids in microbial proteins. *App. Microbiol.*, **6**, 369-373.
- BISERTE G., PLAQUET-SCHOONAERT Th., BOULANGER P., PAYSANT P., 1960. Séparation des acides aminés des milieux biologiques complexes. Description d'un couplage de méthodes chromatographiques et électrophorétiques. *J. Chromatogr.* **3**, 25-47.

- BREMNER J. M., 1955 a. Nitrogen distribution and amino-acid composition of fractions of a humic acid from a chernozem soil. *Z. Pflanzenern. Dung. Bodenk.*, **71**, 63-66.
- BREMNER J. M., 1955 b. Nitrogen transformations during the biological decomposition of straw composted with inorganic nitrogen. *J. agric. Sci.*, **45**, 469-475.
- CARLES J., SOUBIES L., GADET R., 1958. Les acides aminés du sol et leurs variations. *C. R. Acad. Sci.*, **247**, 1229-1232.
- DECAU J., 1968. Contribution à l'étude de l'influence des conditions de milieu sur la répartition de l'azote dans le sol. I. Principales formes d'azote obtenues par hydrolyse. *Ann. agron.*, (en cours d'impression.)
- ESTERMANN E. F., PETERSON G. H., MC LAREN A. D., 1959. Digestion of clay-proteins, silico-protein complexes by enzymes and bacteria. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **23**, 31-36.
- FAUCONNEAU G., 1960. Les fractions azotées et les acides organiques des graminées et des légumineuses. *Proc. 8 th. Inter. Grassland Congr.* 8B, 617-620.
- JACQUIN F., 1960. Évolution des acides aminés pendant la décomposition de la matière organique du sol. *C. R. Acad. Sci.*, **251**, 1810-1811.
- JACQUIN F., 1963. *Contribution à l'étude des processus de formation et d'évolution de divers composés humiques*. Thèse (Univ. Nancy).
- KENDALL M. G., STUART A., 1966. *The advanced theory of statistics*. 3. Design and analysis, and time series. London Griffin ed.
- LEDERER E., 1960. Chromatographie en chimie organique et biologique. Vol II. *Applications en chimie biologique*. Masson et C^{ie} Ed.
- LUGG J. W. H., 1949. Plant proteins. *Adv. Protein Chem.* Acad. Press. Ind. New-York, 230-304.
- MONNIER G., TURC L., JEANSON-LUUSINANG C., 1962. Une méthode de fractionnement densimétrique par centrifugation des matières organiques du sol. *Ann. agron.*, **13**, 55-63.
- PARKER D. R., SOWDEN F. J., ATKINSON H. J., 1952. The nitrogen distribution and amino-acid content of certain soil organic matter fraction. *Sci. Agric.*, **32**, 163-169.
- REUSSER F., SPENCER J. F. J., SALLANS H. R., 1957. Essential amino-acids in micro-organisms. *Canad. J. Microbiol.*, **3**, 721-728.
- SOWDEN F. J., IVARSON K. C., 1959. Decomposition of forest litters. II. Changes in the nitrogen constituents. *Plant and Soil*. **11**, 249-261.
- STEVENSON F. J., 1956. Effect of some long-time rotation on the amino-acid composition of the soil. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **20**, 204-208.
- STEVENSON F. J., MARKS J. D., VARNER J. E., 1954. Ion exchange chromatography of the amino-acids in soil hydrolysates. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **18**, 373-377.
- SWAIN F. M., 1961. Limnology and amino-acid content of some lake deposits in Minnesota, Montana, Nevada and Louisiana. *Bull. geol. Soc. Amer.*, **18**, 519-546.
- VAN DEN DRIESCHKE R., 1965. La recherche des constellations de groupes à partir des distances généralisées D² de Mahalanobis. *Biom. Prax.* 6, 1, 36-47.

TABLEAU ANNEXE I

Proportions molaires des acides aminés

N°	Asp	Glu	Aad	A. am. acides	Ser	Gly	Thr	Ala	Val	Leu	Ile	Hyp	Pro	Tyr	Phe	Dpm	β Ala	γ Abu	A. am. neut.	A. am. basi.
1	10,8	11,3	0,9	23,0	7,7	13,2	3,0	10,8	8,5	7,0	5,2	1,5	3,2	0,8	4,0	0,9	1,8	1,8	69,4	7,6
3	11,5	11,5	0,7	23,7	7,6	15,6	4,0	9,9	7,5	6,7	4,6	1,3	1,7	0,9	3,0	1,2	2,6	2,1	68,7	7,6
4	10,5	11,5	0,7	22,3	6,8	12,8	4,0	13,1	7,3	7,1	5,5	1,2	2,8	1,0	3,3	1,3	2,6	3,5	72,3	5,4
5	13,1	9,4	0,9	23,4	7,3	12,9	5,5	12,6	6,0	5,5	4,0	1,3	3,0	0,7	3,3	1,1	2,3	2,6	68,1	8,5
6	12,4	10,5	0,9	23,8	6,4	12,6	6,4	11,9	6,9	5,8	3,8	2,4	3,6	0,9	3,6	0,7	1,9	1,5	68,8	7,4
7	11,4	9,9	0,4	21,7	6,5	12,2	6,9	12,4	6,4	6,8	4,0	2,2	4,5	1,1	4,7	1,6	1,4	1,4	71,1	7,2
10	11,8	11,0	0,9	23,7	6,5	12,2	4,9	10,4	6,7	7,1	4,8	2,6	5,0	1,1	3,4	0,3	1,4	1,6	68,0	8,3
11	11,3	10,8	0,5	22,6	6,8	13,0	5,6	11,6	6,8	6,8	4,2	2,6	5,2	1,2	2,9	0,4	1,9	1,9	70,9	6,5
12	11,0	11,1	0,9	23,0	6,5	13,8	4,3	11,9	8,1	6,2	4,3	2,1	3,0	1,4	4,5	0,3	1,9	1,8	70,3	6,7
14	9,7	8,9	0,5	19,1	9,3	14,4	4,6	12,8	7,1	8,1	4,1	2,0	4,0	0,6	2,8	0,5	0,7	2,1	74,1	6,8
15	7,6	8,6	0,5	16,7	7,2	14,2	6,1	12,6	6,8	7,3	4,1	2,3	6,2	0,8	2,7	0,7	2,3	2,3	75,6	7,7
16	6,2	7,9	0,5	14,6	5,8	13,4	6,5	13,8	8,2	8,9	5,1	1,4	6,3	0,8	3,4	0,4	3,1	2,8	79,9	5,5
17	10,9	10,9	0,2	22,0	8,6	13,7	5,1	11,5	5,9	7,1	4,5	1,4	3,5	0,6	3,5	0,6	2,6	1,9	70,5	7,5
18	8,2	11,5	0,7	20,4	7,9	14,8	5,3	12,8	5,7	6,4	3,7	1,7	4,3	0,8	2,6	0,5	2,3	2,3	71,1	8,5
19	7,1	7,6	0,7	15,4	7,4	13,2	5,6	14,4	7,3	7,8	4,2	3,0	6,6	1,6	3,5	0,8	1,7	1,0	79,1	5,5
54	13,0	9,8	0,5	23,3	8,8	17,6	3,9	16,8	6,3	5,3	3,9	1,5	3,2	0,9	1,8	0,2	1,8	1,6	70,6	6,1
55	14,2	9,5	0,7	24,4	5,8	13,4	2,8	12,6	5,8	5,6	4,8	3,1	4,2	1,0	3,8	0,4	2,1	1,9	67,3	8,3
56	13,4	8,2	0,5	22,1	7,6	15,0	6,1	13,8	6,1	6,2	3,5	1,6	4,2	0,9	2,6	0,3	2,5	1,4	71,8	6,1
57	12,8	11,0	0,9	24,7	5,0	14,0	4,2	10,9	6,2	7,2	3,9	1,9	4,2	1,5	4,4	0,6	2,1	1,2	67,3	8,0
66	9,2	11,3	0,9	21,4	5,9	16,0	4,9	11,5	5,1	4,3	2,7	1,5	4,4	0,3	3,0	2,0	3,0	5,0	69,6	9,0
67	14,3	12,0	1,2	27,5	6,2	10,5	4,8	10,4	7,4	6,1	3,4	2,5	3,9	0,9	2,8	0,6	2,1	2,3	64,9	7,6
68	14,2	12,0	1,3	27,5	5,2	14,4	3,8	10,1	4,6	4,0	1,9	1,4	3,9	0,3	2,6	1,7	2,9	4,5	61,2	11,3
69	13,1	11,9	1,4	26,4	5,0	13,0	3,8	13,7	5,0	5,1	3,6	1,4	2,3	0,6	2,5	0,5	2,5	3,9	62,9	10,7
70	11,3	7,3	0,7	19,3	4,7	14,9	4,8	13,2	5,7	4,6	3,0	1,7	3,6	tr.	2,6	1,7	4,4	4,0	70,9	11,8
71	12,7	11,9	0,9	25,5	4,7	12,1	5,4	12,6	5,3	4,3	2,9	2,5	3,7	tr.	2,6	1,7	3,9	2,5	61,2	10,3
20	10,7	10,7	0,4	21,8	6,0	13,0	4,2	11,6	6,9	7,3	4,5	3,8	4,3	2,4	3,8	0,3	1,9	1,0	71,1	7,2
21	10,5	8,6	0,2	19,3	8,5	13,9	4,9	12,1	6,7	6,8	3,9	2,9	3,3	1,6	5,0	0,5	1,7	1,7	73,5	7,2

TABLEAU ANNEXE I (suite)

N°	Asp	Glu	Aad	A. am. acides	Ser	Gly	Thr	Ala	Val	Leu	Ile	Hyp	Pro	Tyr	Phe	Dpm	β Ala	γ Abu	A. am. neut.	A. am. bas.
22	8,7	10,2	0,3	19,2	8,6	10,8	5,4	13,8	7,2	7,9	5,0	2,3	5,8	0,9	2,5	0,5	1,2	1,9	73,8	7,0
23	11,9	11,5	0,4	23,8	7,6	12,0	4,2	12,5	7,4	6,7	3,4	2,6	2,4	0,4	3,0	0,6	3,1	3,5	69,4	6,8
24	6,7	8,8	0,5	16,0	7,7	11,1	6,0	13,9	7,6	6,3	4,7	0,5	6,1	1,7	4,1	0,9	2,3	3,2	76,1	7,9
25	11,1	12,1	0,7	23,9	7,5	12,4	4,1	12,2	6,2	6,7	4,3	3,0	3,8	1,6	4,4	0,5	1,4	0,7	67,9	8,2
26	12,3	10,4	0,7	23,4	8,3	13,9	4,4	9,5	6,7	7,2	4,1	2,3	5,2	1,5	3,0	0,6	1,8	2,1	70,6	6,0
27	12,2	11,0	0,9	24,2	8,3	14,0	5,2	10,4	6,4	6,0	3,8	1,1	4,8	0,9	3,2	0,4	2,6	2,1	69,2	6,7
28	8,4	14,1	0,5	23,0	8,5	16,9	3,5	12,5	5,8	5,2	3,8	0,4	5,8	0,4	3,0	0,9	3,2	1,9	71,9	5,1
32	7,6	11,6	0,2	19,4	8,0	12,2	4,0	11,8	7,6	8,9	4,9	2,3	4,6	1,6	3,5	0,8	1,7	1,7	73,6	7,0
33	8,9	12,4	0,5	21,8	7,8	13,7	4,1	12,4	5,2	4,9	3,5	1,8	5,7	1,3	1,7	0,3	3,5	2,8	69,0	9,2
34	11,4	12,5	0,4	24,3	8,0	12,6	4,9	12,0	4,8	5,1	3,3	1,7	5,6	0,5	1,5	0,2	4,4	4,3	68,8	6,9
35	9,2	11,2	0,5	20,9	8,2	12,5	5,6	13,0	6,5	8,5	5,0	1,7	4,4	0,9	1,9	0,4	1,6	0,5	70,6	8,5
36	9,2	10,9	0,4	20,5	6,6	11,1	5,5	14,8	7,3	8,7	5,0	1,6	5,0	0,4	1,8	0,4	1,8	0,9	70,5	9,0
37	7,2	10,4	0,4	18,0	9,0	15,8	6,1	13,1	4,5	6,2	4,1	1,0	4,3	0,2	3,0	1,0	2,3	1,9	73,8	9,2
38	11,1	10,9	0,6	22,6	6,7	13,7	6,5	11,3	7,8	9,5	5,6	1,3	2,9	1,5	1,5	0,3	0,9	1,4	70,9	6,5
39	12,3	11,5	0,9	24,7	7,4	13,3	4,3	10,8	7,0	8,4	5,5	1,5	3,5	1,7	2,4	0,7	1,2	1,6	69,3	6,0
40	15,2	12,4	0,7	27,3	6,3	13,5	4,9	11,7	7,0	7,2	4,1	1,0	2,9	1,7	2,3	0,6	1,1	0,9	65,2	7,5
47	11,2	9,8	0,2	21,2	6,1	10,9	5,5	12,0	7,1	10,2	5,1	2,2	2,8	1,9	5,7	0,4	0,9	0,7	71,5	7,3
48	10,5	9,0	0,4	19,9	7,6	10,7	6,4	13,4	7,2	7,5	5,5	1,9	4,9	1,4	3,7	0,5	1,2	1,9	72,7	7,4
49	12,0	7,9	0,5	20,4	6,7	10,8	5,7	11,4	7,4	8,5	5,6	2,1	4,6	1,5	3,7	0,5	2,4	2,4	73,5	6,1
50	10,9	10,3	0,5	21,7	5,7	11,3	4,7	13,0	6,9	7,5	5,3	1,3	2,9	0,6	4,8	0,5	2,8	2,6	69,9	8,4
2417	9,1	8,1	0,7	17,9	7,9	10,9	6,4	11,6	7,9	8,9	5,1	2,4	4,4	2,1	4,6	1,4	1,0	1,4	76,0	6,1
2418	8,1	6,2	0,5	14,8	9,7	13,2	5,1	13,9	7,7	6,5	3,8	1,8	6,2	2,0	3,4	0,2	1,2	2,3	77,4	7,8
2419	10,4	7,6	0,3	18,3	5,5	10,1	6,6	14,3	7,5	5,9	4,3	3,4	4,9	1,6	3,5	1,6	1,7	3,1	74,0	7,7
2420	11,0	9,4	0,3	20,7	7,8	13,8	4,5	13,5	7,1	7,2	5,1	—	5,0	1,7	2,3	1,2	2,1	2,3	73,6	5,7

